

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

ОЛЕЙНИК

Виктор Михайлович

**ХАРАКТЕРИСТИКА ФЕРМЕНТНОГО СПЕКТРА
ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА
У ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

(03.00.13 - физиология человека и животных)

Автореферат

диссертации на соискание ученой
степени доктора биологических наук

Санкт-Петербург - 1997

Работа выполнена в Институте биологии
Карельского научного центра РАН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор М.Н. Маслова
доктор медицинских наук, профессор В.И. Овсянников
доктор ветеринарных наук, профессор Г.Г. Щербаков

Ведущая организация - Институт физиологии
им. И.П.Павлова РАН

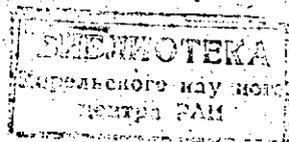
Защита состоится " " _____ 1997 г. в 16 часов на
заседании диссертационного совета Д. 063.57.19 по защите
диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при
Санкт-Петербургском Государственном Университете (199034,
С.-Петербург, Университетская наб., 7/9)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Санкт-Петербургского государственного университета

148656K

Автореферат разослан " " _____ 1997 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
д.б.н., профессор Н.Д. Ещенко



ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Пищеварительным ферментам принадлежит важнейшая роль в жизнедеятельности любого организма, как начальному звену ассимиляции питательных веществ, необходимых для роста и развития. Для глубокого понимания фундаментальных закономерностей ассимиляции пищи необходимо знать особенности функционирования пищеварительной системы у животных с разной экологической специализацией в питании. Хотя механизмы гидролиза и ассимиляции нутриентов являются достаточно универсальными (Уголев, 1987), однако большинство фактических данных получено в исследованиях на лабораторных животных, относящихся к всеядным и растительноядным видам. Очень мало сведений имеется о процессе пищеварения у хищных млекопитающих, значительно отличающихся по пищевым потребностям, типу питания, анатомическому строению пищеварительного тракта, скорости транзита пищи и др. (Kainer, 1954; Clemens, Stevens, 1980; Рахимов, Слоним, 1981; Терновский, Терновская, 1994).

Процесс адаптации организма к изменяющимся условиям среды проявляется на клеточном, тканевом, органном уровне. Важнейшим звеном биохимической адаптации является изменение биосинтеза и активности ферментов. Значительное число работ посвящено проблемам адаптивной диссоциации пищеварительных ферментов (Spook, 1974; Озолс, 1984; Уголев и др, 1986; Alpers, 1987; Рахимов, 1992; Parpenheimer, 1993). Выявлена тесная связь между адаптивными перестройками ферментных систем, реализующих полостное и мембранное пищеварение, в результате которых при повышении в диете уровня белка преобладающей становится протеолитическая ферментная цепь, при повышении жира - липолитическая, углеводов - карбогидразная. Однако у плотоядных млекопитающих, в ходе эволюции приспособившихся к потреблению довольно однородной пищи, пищеварительная система, вероятно, имеет ограниченную способность к адаптивной перестройке ферментных цепей.

Можно полагать, что исследование ферментного спектра пищеварительного тракта хищников, его изменения в ходе постнатального развития и адаптации к диете, откроет пути к пониманию как общих механизмов процесса ассимиляции пищи и приспособления организма к окружающей среде, так и тех специфических особенностей, которые свойственны плотоядным млекопитающим. Особый интерес представляет изучение пищеварения у разных видов хищных пушных зверей, поскольку даст возможность оптимизировать рационы их кормления, что особенно актуально в настоящее время, когда проблема кормов в звероводстве является наиболее важной.

Цели и задачи исследования. Основная цель исследования заключалась в выявлении общих особенностей ферментного спектра пищеварительного тракта, характерных для плотоядных млекопитающих и отличающих их от всеядных и растительноядных видов. В связи с этим поставлены задачи: 1. В сравнительном исследовании охарактеризовать активность пищеварительных ферментов в желудке, поджелудочной железе и тонкой кишке у нескольких видов хищных пушных зверей - объектов промышленного звероводства, и у представителей всеядных и растительноядных животных. 2. Исследовать топографию пищеварительных гидролаз вдоль тонкой кишки у хищных млекопитающих. 3. Изучить становление активности пищеварительных ферментов у хищников в постнатальном онтогенезе. 4. Выяснить способность пищеварительной системы хищных млекопитающих к перестройке ферментного спектра в ответ на изменение диеты.

Научная новизна работы. Впервые дана подробная характеристика активности ферментов в желудке, поджелудочной железе и тонкой кишке у нескольких видов хищных млекопитающих, относящихся к разным семействам. Выявлены особенности ферментного спектра пищеварительного тракта, отличающие плотоядных от животных с иной экологической специализацией в питании (всеядные, растительноядные). Показано, что плотоядные млекопитающие обладают мощной протеолитической ферментной цепью, умеренной - липолитической и слабой - карбогидразной.

Продемонстрировано, что дистальная часть тонкой кишки у плотоядных в норме функционально более активна, чем у всеядных и растительноядных животных. Максимум активности ряда ферментов в слизистой тонкой кишки, особенно панкреатического происхождения, у плотоядных млекопитающих сдвинут в дистальном направлении. Такой характер ферментной топографии связан с быстрым транзитом пищи и способствует более полному ее гидролизу.

Проведено систематическое изучение становления гидролитической функции пищеварительной системы хищников в ходе постнатального развития. Показано, что важным фактором, контролирующим темпы развития активности разных ферментов является нутритивный компонент. У хищников, наряду с общими для всех млекопитающих перестройками ферментного спектра, имеются особенности, определяемые потреблением высокобелковой пищи. Становление протеолитической активности происходит у хищников в более раннем возрасте, чем карбогидразной. Уже при окончании периода смешанного питания первая у щенков практически достигает уровня взрослых особей, тогда как активность карбогидраз продолжает увеличиваться по мере взросления.

Установлена слабая способность пищеварительных ферментов у хищников к адаптивной диссоциации под влиянием качественного состава диеты. При изменении в диете соотношения белка, жира и углеводов в течение долгого времени не происходит закономерных изменений активности ферментов, определяемых ее составом. Только при длительном кормлении у норки обнаружена адаптивная перестройка липолитической ферментной цепи.

Практическая значимость работы. Полученные результаты позволяют по-новому оценить степень универсальности процесса ассимиляции пищевых веществ у млекопитающих. Наряду с общими для всех животных закономерностями, у плотоядных имеются определенные отличия, связанные с потреблением животной пищи. Результаты исследований позволяют приблизиться к пониманию

адаптивно-компенсаторных перестроек пищеварительного аппарата при экстремальных нагрузках, а также уточнить соотношение генетического и алиментарного факторов в процессе адаптации организма к условиям среды.

Исследование пищеварения у хищных-пушных зверей представляет непосредственный практический интерес для звероводства. Полученные данные показывают способность хищных пушных зверей к ассимиляции пищевых веществ различной природы. Установление уровня ферментативной активности пищеварительного тракта у основных объектов клеточного звероводства на разных этапах постнатального онтогенеза дает научное обоснование для составления оптимальных рационов кормления. Знание возможностей пищеварительной системы конкретных видов зверей к гидролизу разных видов кормов позволит подобрать более дешевые компоненты, которые могут эффективно усваиваться этими животными.

Положения, выносимые на защиту: 1. Ферментный спектр пищеварительного тракта у разных видов хищных млекопитающих отличается в зависимости от экологической специализации в питании. Плотоядные животные (хорек, норка, песец, лисица) обладают мощной протеолитической ферментной цепью, умеренной - липолитической и слабой - карбогидразной; различия между ними не выходят за рамки внутривидовой вариабельности. Енотовидная собака по уровню активности пищеварительных ферментов стоит ближе к всеядным, чем к плотоядным животным.

2. В слизистой дистальных отделов тонкой кишки у плотоядных животных, в особенности из семейства куньих, в норме имеет место высокая активность пищеварительных ферментов.

3. В постнатальном онтогенезе у плотоядных происходят изменения ферментного спектра пищеварительного тракта во многом такие же, как у других млекопитающих: увеличение активности пепсина, панкреатических и кишечных ферментов, снижение активности лактазы. Характерной особенностью хищников является опережающее развитие протеолитической ферментной цепи по сравнению с карбогидразной.

4. Во время молочного питания у норки активность пищеварительных ферментов распределяется равномерно вдоль кишки. Значительные колебания проксимо-дистального градиента активности имеют место при переходе на дефинитивный корм.

5. Пищеварительная система хищников обладает слабой способностью к изменению активности ферментов в соответствии с качественным составом диеты. В тонкой кишке норки при повышении в диете уровня углеводов, происходит сдвиг ферментативной активности в дистальном направлении, а при увеличении белка - в проксимальном.

Апробация работы. Материалы исследования доложены на 3 билатеральном симпозиуме СССР-ЧССР "Физиология и патология пищеварения" (Киев, 1981); на 3 Всесоюзной конференции "Биология и патология пушных зверей" (Петрозаводск, 1981); на 9 симпозиуме "Биологические проблемы севера" (Сыктывкар, 1981); на 6 Всесоюзной конференции по экологической физиологии (Сыктывкар, 1982); на 6 конференции "Биологические аспекты повышения продуктивности животных и растений" (Рига, 1984); на конференции "Пути совершенствования научно-технического прогресса в сельскохозяйственном производстве" (Одесса, 1985); на конференции "Интенсификация животноводства и кормопроизводства в нечерноземной зоне РСФСР" (Йошкар-Ола, 1986); на 3 Всесоюзном симпозиуме "Мембранное пищеварение и всасывание" (Рига, 1986); на 1 Всесоюзном совещании по проблемам зоокультуры (Москва, 1986); на конференции "Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов" (Рига, 1987); на 15 съезде Всесоюзного физиологического общества им. И.П. Павлова (Ленинград, 1987); на Всесоюзной конференции "Физиология продуктивных животных - решение продовольственной программы СССР" (Тарту, 1989); на международном симпозиуме "Физиология и кормление плотоядных пушных зверей" (Быдгощ, 1989); на 10 Всесоюзном совещании по эволюционной физиологии памяти Л.А. Орбели (Ленинград, 1990); на 4 Всесоюзном симпозиуме "Мембрана щеточной каймы" (Юрмала, 1990); на Международном симпозиуме "Физиологические основы повышения

продуктивности хищных пушных зверей" (Петрозаводск, 1991); на Съезде польского зоотехнического общества (Варшава, 1994); на I(XI) Международном совещании по эволюционной физиологии (Санкт-Петербург, 1996); на 6. Международном конгрессе IFASA (Варшава, 1996).

По теме диссертации опубликовано 56 печатных работ.

Структура и объем работы. Диссертация содержит 207 страниц машинописного текста. Она состоит из введения, обзора литературы, описания методов исследования, 4 глав результатов экспериментальных исследований и их обсуждения, общего заключения, выводов и списка цитированной литературы, который включает 463 источника, из них 310 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 34 таблицами и 44 рисунками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эксперименты проводились на 5 видах пушных зверей, принадлежащих к разным семействам отряда хищных: купьи (*Mustelidae*) - американская норка (*Mustela vison*), хорек (*Mustela putorius furo*), и собачьи (*Canidae*) - песец (*Lepus lagopus*), серебристо-черная лисица (*Vulpes vulpes*), енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*), а также на крысах линии Вистар и кроликах. Всего исследовано 594 животных: 25 крыс, 6 кроликов, 6 хорьков, 9 лисы, 12 енотовидных собак, 86 песцов и 450 норок.

Активность ферментов определяли в гомогенатах слизистой желудка и разных отделов тонкой кишки, в ткани поджелудочной железы, а также в сыворотке крови. Органы обычно брали после ночного голодания.

Для оценки ферментного статуса в разных опытах определяли активность следующих ферментов: в желудке - активность пепсина (КФ 3.4.23.1); в поджелудочной железе - общую протеолитическую активность (КФ 3.4.21), активность α -амилазы (КФ 3.2.1.1), липазы (КФ 3.1.1.3) и трипсина (КФ 3.4.21.4); в тонкой кишке - общую протеолитическую активность (ОПА), ак-

тивность глицил-DL-лейцилдипептидазы (КФ 3.4.13.2), α -амилазы, моноглицеридлипазы (КФ 3.1.1.23), сахаразы (КФ 3.2.1.48) и лактазы (КФ 3.2.1.23); в сыворотке крови - активность α -амилазы, трипсина и липазы.

Активность пепсина определяли по приросту тирозина при гидролизе гемоглобина по методу Хелендера (Helander, 1969), ОПА - также по приросту тирозина при гидролизе гемоглобина по методу Апсона в модификации Николаевской (1979), α -амилазы - по убыли крахмала по методу Смита и Роя в микромодификации (Дроздова, Фексон, 1981); липазы и моноглицеридлипазы - по приросту глицерина при гидролизе трибутирина (Уголев, Черняховская, 1969), глицил-DL-лейцилдипептидазы - по убыли глицил-DL-лейцина (Тарвид, Кушак, 1982), трипсина - по скорости гидролиза TAME - L-тозил-L-аргинина метилового эфира (Hummel, 1959), сахаразы и лактазы - по приросту глюкозы при гидролизе сахарозы и лактозы, соответственно (Dahlqvist, 1968). Активность ферментов выражали в мкмольях расщепленного или образовавшегося вещества (для амилазы - в мг крахмала) за 1 минуту в пересчете на 1 грамм влажного веса ткани. Активацию протеолитических зимогенов в поджелудочной железе осуществляли по Роберхту (Robberecht et al., 1971).

Статистическая обработка результатов экспериментов проводилась на ЭВМ с использованием программы STATGRAPH. В качестве критических значений статистических показателей использовался t-критерий Стьюдента.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика гидролитической активности пищеварительного тракта у хищных млекопитающих.

Зависимость ферментного спектра пищеварительного тракта от вида животного и характера питания продемонстрирована во многих исследованиях (Уголев, 1961; Слоним, 1962; Барнард, 1977; Рахимов, Слоним, 1982; Galand, 1989 и др.). Показано, что превалирует активность ферментов, обеспечивающих расщеп-

ление основного для данного вида компонента пищи. Поскольку для плотоядных таковым является белок, следовало ожидать у них высокой активности протеолитических ферментов и низкой карбогидразной и липолитической активности. Однако, во многих исследованиях четкой зависимости между экологической специализацией в питании животных и уровнем активности ферментов не установлено. Вероятно, это связано с тем, что в качестве представителей плотоядных брались виды, которые в строгом смысле к таковым не относятся, например, собаки (Рахимов и др., 1972), либо определялись только отдельные ферменты (Krogdahl, Holm, 1982).

Чтобы выявить специфические черты, присущие плотоядным млекопитающим, необходимо исследовать представителей нескольких видов хищников, имеющих определенные отличия в пищевом статусе и сравнить их с животными с иной экологической специализацией в питании. Поэтому были изучены пять видов хищных пушных зверей: норка, хорек, песец и лисица, относящиеся к плотоядным животным, а также - енотовидная собака, занимающая промежуточное положение между плотоядными и всеядными. Для сравнения исследованы крыса и кролик - хорошо изученные всеядные и растительноядные млекопитающие. Определяли активность в основных пищеварительных органах - желудке, поджелудочной железе и тонкой кишке. Особенности ферментного спектра, характерные для всех четырех (или по крайней мере трех) видов плотоядных, с достаточной уверенностью можно считать общими для всех плотоядных млекопитающих.

Установлено, что все исследованные плотоядные животные по величине активности многих ферментов заметно отличаются от всеядных (крысы) и растительноядных (кролики), а енотовидные собаки стоят ближе к всеядным. Активность пепсина в слизистой желудка у плотоядных гораздо выше, чем у остальных (рис. 1). В поджелудочной железе у плотоядных ОПА в среднем выше, а активность амилазы и липазы - ниже, чем у других животных (табл. 1). В слизистой тонкой кишки у плотоядных обнаружена низкая активность карбогидраз и моноглицеридлипазы (табл. 2).

Что касается ОПА и глицил-лейцилдипептидазы, то среди исследованных животных не выявлено определенных отличий, которые можно связать с экологической специализацией в питании.

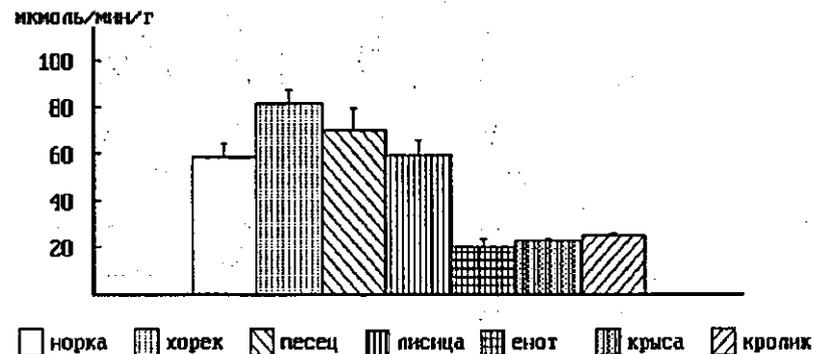


Рис. 1. Активность пепсина в гомогенатах слизистой желудка у разных животных

Таблица 1
Активность пищеварительных ферментов в поджелудочной железе у разных животных (M±m)

Животное	Амилаза	ОПА	Липаза
Норка	977,63±70,33 (n=89)	56,08±2,61 (n=88)	1,67±0,15 (n=37)
Хорек	283,75±38,48 (n=6)	58,83±2,77 (n=6)	1,46±0,04 (n=6)
Песец	395,68±45,60 (n=27)	59,60±3,00 (n=27)	2,37±0,20 (n=12)
Лисица	628,32±72,33 (n=9)	29,21±3,60 (n=9)	-
Енотовидная собака	3355,01±223,03 (n=12)	59,63±1,20 (n=12)	6,90±0,26 (n=12)
Крыса	6347,84±350,92 (n=10)	41,95±3,49 (n=10)	4,19±0,40 (n=10)
Кролик	1452,67±292,87 (n=6)	34,00±2,84 (n=6)	-

Таблица 2
Активность пищеварительных ферментов в слизистой тонкой кишки у разных животных

Животное	Амилаза	ОПА	Липаза	Пептидаза	Сахараза
Норка	6,35 ¹	2,14	0,13	3,61	5,34
	0,38 ² (n=76)	0,15 (n=76)	0,01 (n=33)	0,18 (n=49)	0,73 (n=10)
Хорек	6,08	5,32	0,57	3,26	3,31
	0,38 (n=6)	0,37 (n=6)	0,05 (n=6)	0,29 (n=6)	0,36 (n=6)
Песец	2,76	2,22	0,13	5,01	4,70
	0,33 (n=25)	0,23 (n=27)	0,01 (n=12)	0,30 (n=12)	0,26 (n=12)
Лисица	2,61	2,29	-	-	-
	0,37 (n=9)	0,27 (n=9)			
Енотовидная собака	9,45	1,11	0,16	3,89	-
	1,07 (n=12)	0,08 (n=12)	0,02 (n=12)	0,35 (n=12)	
Крыса	72,50	3,95	3,94	4,16	6,94
	5,51 (n=15)	0,38 (n=11)	0,24 (n=9)	0,60 (n=6)	0,64 (n=6)
Кролик	13,35	0,40	-	-	-
	1,46 (n=6)	0,06 (n=6)			

1 - среднее; 2 - среднее квадратичное отклонение

Четкие различия между плотоядными и всеядными животными обнаружены в уровне активности амилазы при гидролизе субстратов растительного (крахмал) и животного (гликоген) происхождения - фитолитическая и зоолитическая активность. Величина соотношения фито- и зоолитической активности фермента у норок и песцов ниже, чем у всеядных, т.е. амилаза плотоядных по сравнению с крысиной относительно более эффективно гидролизует гликоген и менее интенсивно - крахмал.

Обнаруженные нами различия в активности пищеварительных гидролаз между разными видами плотоядных, гораздо меньше чем между ними и остальными исследованными животными, вероятно связаны с действием факторов, которые влияют на пищеварение: стресс, состав корма, пол, температура окружающей среды и др. (Уголев, 1972; Snook, 1974; Stevenson, Sitren, 1979; Stockman, Soling, 1981; Кушак, 1983; Koldovsky, 1984 и др.). Эти различия находятся в пределах внутривидового диапазона колебаний активности ферментов, что хорошо видно при сравнении норок разного окраса (рис. 2).

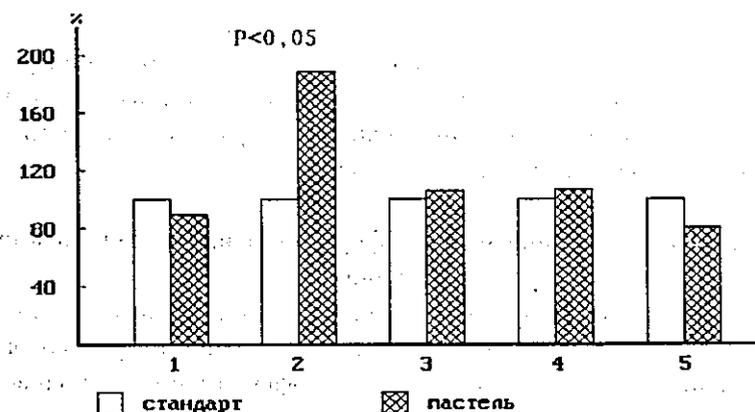


Рис. 2. Активность ферментов у пастелевых норок (в % от уровня стандартных). 1 - пепсин, 2,3 - амилаза и ОПА в поджелудочной железе, 4,5 - амилаза и ОПА в слизистой кишки

При статистическом анализе данных многолетних наблюдений активности ферментов у типичного представителя хищных - норки оказалось, что между желудком, поджелудочной железой и тонкой кишкой существует тесная взаимосвязь. При этом имеет место как положительная, так и отрицательная корреляция между активностью ферментов в них. В наибольшей степени коррелируют активность пепсина в желудке и ОПА в поджелудочной железе ($r=0,73$; $P<0,01$).

Установленные нами особенности ферментного спектра пищеварительного тракта у хищников согласуются с данными литературы. Имеются сведения (Harada et al., 1982; Krogdahl, Holm, 1982), что по сравнению с другими животными в ткани и соке поджелудочной железы норки присутствует высокая протеолитическая, умеренная липолитическая и слабая амилолитическая активность. Показано также (Цветкова, Уголев, 1982; Цветкова, Иезунтова, 1987; Цветкова, 1992), что в слизистой тонкой кишки норки и песцов присутствует высокая протеолитическая активность и слабая карбогидразная.

Таким образом, у плотоядных животных (норки, хорьки, песцы, лисицы) преобладающей является протеолитическая ферментная цепь. Енотовидная собака, хотя также является хищником, по набору пищеварительных ферментов резко отличается от других исследованных зверей и напоминает всеядных животных, обладающих сбалансированным набором ферментов для гидролиза пищевых веществ различной природы.

Топография пищеварительных ферментов вдоль тонкой кишки у хищников.

При прохождении вдоль кишки состав кишечного химуса существенно меняется. Изменяется и активность ферментов на протяжении кишки, что позволяет эффективно гидролизовать пищевые вещества (Уголев и др., 1986). В ходе эволюции у разных животных выработалась определенная топография (пространственное распределение) ферментов. Описаны и некоторые общие закономерности проксимо-дистальных градиентов тонкой кишки, а именно: более высокая активность ферментов в передне-средних отделах кишки по сравнению с дистальной ее частью. В особенности это касается ферментов, гидролизующих углеводы (Ugolev et al., 1970; Иезунтова, 1979; Кушак, 1983; Van Beers et al., 1995). Однако, основные данные относительно топографии ферментов в слизистой кишки получены на лабораторных животных, которые по типу питания относятся к всеядным или растительноядным видам. Плотоядные животные как по анатомии

кишки (Kainer, 1954), так и по скорости транзита пищи (Clements, Stevens, 1980) отличаются от других, а эти факторы играют важную роль в формировании проксимо-дистальных градиентов структурных и функциональных свойств кишечной трубки.

При исследовании хищных пушных зверей мы обнаружили, что в тощей и подвздошной кишке активность разных ферментов может быть как различной, так и одинаковой (табл. 3). Для более подробного изучения ферментной топографии кишки у хищников проведены специальные эксперименты, в которых тонкую кишку вместе с двенадцатиперстной делили на 5 равных частей, и в слизистой этих отрезков определяли активность амилазы, сахаразы, моноглицеридлипазы, глицил-лейцилдипептидазы и ОПА.

Таблица 3
Активность пищеварительных ферментов в слизистой тощей и подвздошной кишки у хищных млекопитающих

Фермент	Тощая кишка	Подвздошная кишка
	Норка	
Амилаза	5,05±0,43 (n=47)	6,88±0,59 (n=47) ¹
ОПА	1,47±0,11 (n=47)	2,58±0,25 (n=47) ¹
Липаза	0,12±0,01 (n=18)	0,12±0,05 (n=12)
Пептидаза	3,99±0,38 (n=24)	3,26±0,40 (n=19)
	Песец	
Амилаза	4,16±0,63 (n=15)	2,93±0,39 (n=15)
ОПА	1,62±0,27 (n=15)	2,71±0,31 (n=15)
	Лисица	
Амилаза	2,71±0,26 (n=8)	2,52±0,71 (n=8)
ОПА	1,85±0,43 (n=9)	2,71±0,31 (n=9)
	Енотовидная собака	
Амилаза	8,79±1,02 (n=12)	10,10±1,70 (n=12)
ОПА	1,06±0,10 (n=12)	1,17±0,12 (n=12)
Липаза	0,20±0,03 (n=12)	0,14±0,02 (n=12) ¹
Пептидаза	3,22±0,47 (n=12)	4,45±0,37 (n=12)

¹ - различия между отделами кишки достоверны (P<0,05)

Отчетливо видно (рис. 3), что по сравнению с крысами у хищников максимум ферментативной активности сдвинут в дистальном направлении. Наибольшие различия между плотоядными и

всеядными животными обнаруживаются при сравнении топографии активности карбогидраз.

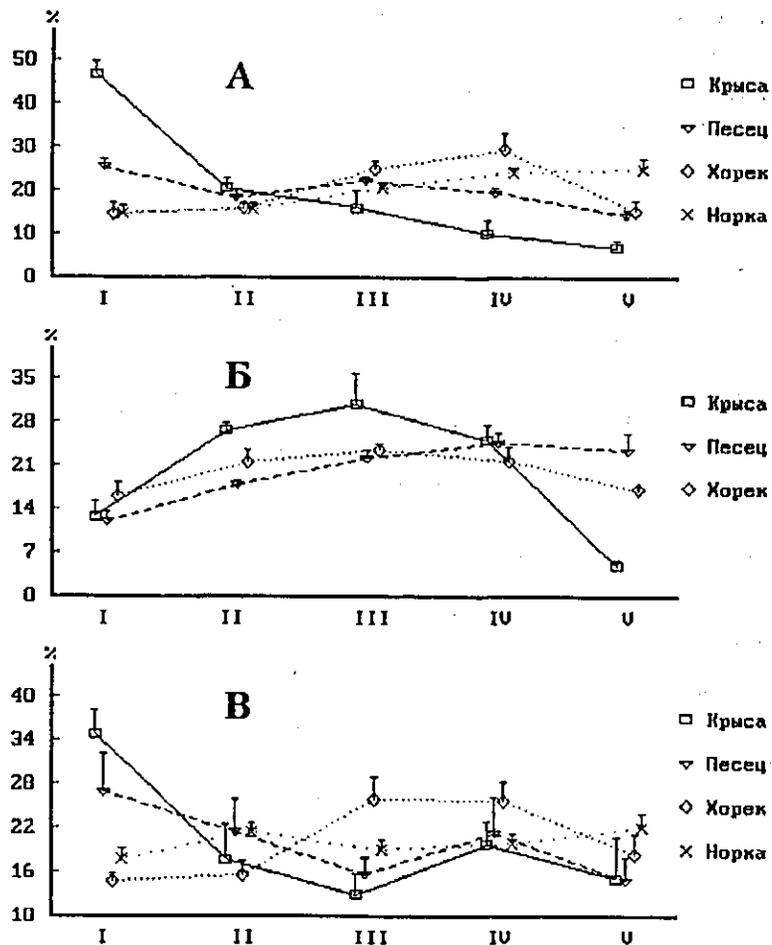


Рис. 3. Распределение активности амилазы (А), сахаразы (Б) и протеаз (В) вдоль кишки у разных животных. По оси ординат - активность в % от суммы активностей всех отрезков; по оси абсцисс - отрезки кишки

Активность сахаразы у крыс максимальна в средних отделах тонкой кишки и очень низка в дистальной ее части, что совпадает с литературными данными, касающимися как крыс, так и других всеядных животных и человека (Dahlqvist, 1961; McCarthy et al., 1980; Triadou et al., 1983; Уголев и др., 1977; Van Beers et al., 1995). У хищников различия в активности фермента между медиальными и дистальными отделами кишки были гораздо меньшими; у песцов активность сахаразы в дистальном направлении даже увеличивалась.

Существенные различия между хищниками и крысами наблюдались и в распределении вдоль кишки панкреатических ферментов. Активность амилазы и ОПА у крыс была максимальной в проксимальном отрезке кишки, затем резко падала. Снижение активности панкреатических ферментов в дистальном направлении в тонкой кишке крыс отмечалось многими авторами (Jesuitova et al., 1964; Уголев и др., 1970; Alpers, 1987). У хищников распределение активности панкреатических ферментов вдоль кишки было более равномерным.

Видовые различия в топографии глицил-лейцилдипептидазы и моноглицеридлипазы менее выражены. У крыс наблюдалось слабое снижение дипептидазной активности в проксимо-дистальном направлении. Разные авторы (Curtis et al., 1978; Ugolev et al., 1986; Тимофеева, 1993) приводят не вполне одинаковые данные о распределении активности дипептидаз у крыс, но в целом наши результаты им не противоречат. У песцов активность дипептидазы выше в средне-каудальных частях кишки, у норок и хорьков она довольно высока на всем протяжении кишки. Проксимо-дистальное распределение активности моноглицеридлипазы у всех исследованных животных было сходным, с небольшим снижением в дистальных частях кишки. Уровень жира в рационе у них был примерно одинаковым, с чем возможно и связано отсутствие видовых различий. Подобное распределение липолитической активности отмечалось и у других животных (Rodgers et al., 1970; Уголев и др., 1986).

На основании проведенных исследований основным отличием

148656K

17

ферментной топографии слизистой кишки хищников можно полагать высокую функциональную активность дистальных отделов тонкой кишки. Особенно это характерно для норок и хорьков, у которых скорость транзита пищи выше, чем у песцов. Известно (Уголев и др., 1976), что активность ферментов (как панкреатических, так и собственно кишечных) выше в слизистой тех частей кишки, где выше концентрация низкомолекулярных форм субстратов, способных проникать в щеточную кайму и взаимодействовать с этими ферментами. Так как у плотоядных животных пища быстро проходит по желудочно-кишечному тракту, то в дистальных отделах тонкой кишки большие количества низкомолекулярных субстратов контактируют со структурами слизистой. В частности, имеются сведения (Szymeczko, Skrede, 1990), что концентрация продуктов расщепления белка в химусе тонкой кишки норок в каудальном направлении увеличивается.

Таким образом, у хищников в норме дистальная часть кишки играет, по-видимому, более важную роль в гидролизе пищи, чем у всеядных животных. Сдвиг ферментативной активности в дистальные части тонкой кишки представляет пример адаптации пищеварительной системы хищников к типу питания.

Становление гидролитической функции в постнатальном онтогенезе у норок и песцов.

Развитие пищеварительной функции в процессе постнатального онтогенеза имеет свои особенности у различных животных, хотя общие закономерности едины для всех млекопитающих. Определяющая роль в этом процессе принадлежит адаптации пищеварительной системы сначала к единственной пище - молоку, а затем к дефинитивному корму. Темпы постнатального развития различаются в зависимости от сроков достижения половой зрелости и продолжительности жизни вида (Закс, Никитин, 1975).

Для выявления особенностей становления гидролитической функции пищеварительного тракта, свойственных хищным млекопитающим, проведено несколько серий опытов. Сначала исследовали протеолитическую и амилитическую активность у норок и

песцов во время молочного вскармливания (возраст 15 дней), смешанного питания (25 дней) и адаптации к дефинитивной диете (60 дней). В каждой возрастной группе исследовано по 6 щенков каждого вида. Анализ полученных результатов показал необходимость изучить ферментный спектр пищеварительного тракта в более раннем возрасте. Эти опыты проведены на норках. Исследовали щенков стандартного генотипа в возрасте 1, 2, 3, 5, 7, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 50, и 75 дней. В период молочного и смешанного питания (до отсадки) исследовались сытые животные - через 2 часа после утреннего кормления, чтобы избежать стресса, связанного с отъемом щенков от матерей. Начиная с 40-дневного возраста животных брали в опыт после ночного голодания. У щенков в возрасте 1-30 дней активность ферментов определяли в гомогенатах цельной кишки, а начиная с 35-дневного возраста - в гомогенатах слизистой кишки. В каждой возрастной группе изучено по 5 особей. Через год исследование повторили. Условия опыта были аналогичными, но исследовались щенки в возрасте 1, 2, 10, 20, 32, и 49 дней.

У норок и песцов с возрастом увеличивалась активность пепсина в гомогенатах слизистой желудка. Особенно значительное увеличение происходило при переходе на дефинитивный корм, что характерно и для других млекопитающих (Heiander, 1969; Закс и др., 1972; Andren et al., 1980).

Подробное изучение онтогенеза гидролитической функции пищеварительного тракта у норок показало, что с поправкой на видовые сроки онтогенетического развития организма динамика становления ферментного статуса поджелудочной железы у них сходна с наблюдавшейся у других животных и человека (Robbrecht et al., 1971; Sarauх, Girard-Globa, 1982; Koldovsky, 1984; Henning, 1987), то есть снижение активности большинства ферментов от момента рождения и последующее ее возрастание (табл. 4), особенно значительное при переходе на дефинитивный корм. У обоих видов зверей отчетливо прослеживалось более раннее становление протеолитической функции поджелудочной железы по сравнению с амилитической.

Таблица 4
Активность ферментов в ткани поджелудочной железы у норок разного возраста

Возраст, дни	Амилаза,	ОПА,	Липаза,
Первый опыт			
1	69,11±9,27	27,52±3,28	1,55±0,20
2	42,20±5,22	19,79±1,13	1,34±0,04
3	128,18±16,87	29,10±1,86	0,76±0,03
5	86,25±16,55	25,17±1,85	1,14±0,06
7	221,70±40,47	29,08±6,40	0,93±0,09
10	241,19±21,51	33,27±2,14	0,79±0,11
15	330,21±40,80	42,56±3,89	0,83±0,08
20	360,79±46,77	44,03±3,21	1,17±0,08
25	586,98±57,82	35,62±3,87	1,25±0,10
30	432,88±28,22	45,56±3,89	3,70±0,31
35	346,29±17,62	38,22±2,76	4,15±0,21
40	462,54±76,93	27,00±5,20	1,18±0,15
50	771,27±87,19	45,12±2,44	1,52±0,10
75	601,51±33,81	51,96±1,82	2,34±0,29
180	1092,93±62,63	66,13±2,86	1,63±0,33
Второй опыт			
1	57,56±5,23	24,28±2,55	0,67±0,01
2	54,80±4,16	25,72±0,29	0,81±0,12
10	150,20±15,90	35,46±0,46	0,66±0,07
20	314,49±28,91	45,27±2,47	0,49±0,05
32	523,04±26,64	68,48±3,65	0,89±0,05
49	871,47±88,11	66,92±5,97	1,60±0,11
180	1315,35±37,46	83,73±3,48	0,82±0,05

В тонкой кишке порчат динамика постнатального становления активности ферментов была трех типов (табл. 5 и 6). Активность лактазы, как и у других животных, резко снижалась после окончания молочного периода. Активность глицил-лейцилдипептидазы была высокой уже с момента рождения и в дальнейшем менялась не очень значительно. Активность остальных ферментов с возрастом увеличивалась.

При сравнении темпов развития ферментативной функции поджелудочной железы и тонкой кишки видно, что в кишке достижение взрослого уровня происходит в более ранние сроки. Уже в 15-дневном возрасте активность протеаз и амилазы и у норок и у песцов в гомогенатах слизистой кишки была одного порядка с

Таблица 5
Активность протеаз, моноглицеридлипазы и глицил-лейцилдипептидазы в слизистой кишки у норок разного возраста

Возраст, дни	ОПА	Липаза	Дипептидаза
Первый опыт			
1	0,52±0,09	-	5,62±0,37
2	0,35±0,05	0,079±0,017	6,18±0,45
3	0,35±0,13	0,083 0,013	5,12±0,18
5	1,23±0,19	0,240±0,030	5,19±0,19
7	0,53±0,09	0,130±0,013	5,73±0,22
10	0,76±0,18	0,135±0,013	4,30±0,25
15	0,60±0,06	0,210±0,020	4,84±0,28
20	0,39±0,16	0,340±0,030	4,33±0,23
25	0,43±0,11	0,128±0,010	4,34±0,26
30	1,49±0,20	0,382±0,049	3,85±0,30
35	2,14±0,19	0,286±0,050	2,97±0,36
40	1,81±0,17	0,124±0,010	3,70±0,23
50	1,62±0,05	0,166±0,028	3,95±0,24
75	2,39±0,16	0,120±0,010	3,48±0,26
180	1,35±0,19	0,230±0,020	4,79±0,38
Второй опыт			
1	0,95±0,12	0,053±0,008	5,36±0,75
2	1,14±0,25	0,026 0,001	5,24±0,61
10	1,14±0,11	0,146±0,007	4,85±0,49
20	1,49±0,15	0,120±0,014	5,18±0,45
32	2,11±0,07	0,056±0,005	4,95±0,24
49	1,41±0,10	0,062±0,005	4,34±0,19
180	2,10±0,12	0,141±0,014	3,83±0,23

активностью у взрослых. Активность дипептидазы была высокой на всем протяжении постнатального онтогенеза. Более раннее развитие ферментативной активности в тонкой кишке имеет место и у других животных (Уголев, 1972).

Таким образом, проведенные исследования показали, что норки и песцы, как и другие животные (Ugolev et al., 1979; Henning, 1987), в результате онтогенетических перестроек ферментного спектра приобретают способность усваивать пищевые вещества, независимо от степени их полимеризации. Окончательное становление активности ферментов, гидролизующих белки и жиры, фактически происходит у хищников к концу второго месяца жизни, тогда как для карбогидраз этот процесс завершается значительно позднее.

Таблица 6

Активность карбогидраз в тонкой кишке у норок
разного возраста

Возраст, дни	Амилаза	Сахараза	Лактаза
		Первый опыт	
1	0,75±0,08	0,51±0,15	3,11±0,26
2	0,91±0,10	0,94±0,14	1,15±0,07
3	1,75±0,11	0,72±0,11	1,50±0,09
5	1,33±0,15	0,48±0,07	1,89±0,15
7	1,55±0,18	0,43±0,06	1,91±0,10
10	1,28±0,09	0,35±0,05	2,57±0,20
15	1,08±0,19	0,62±0,10	2,21±0,17
20	1,50±0,15	0,20±0,03	1,37±0,16
25	2,28±0,27	0,54±0,05	1,41±0,20
30	2,23±0,36	0,78±0,08	2,13±0,33
35	3,98±0,66	1,82±0,18	0,29±0,06
40	2,72±0,26	1,73±0,16	0,16±0,02
50	2,77±0,44	2,84±0,26	0,06±0,01
75	2,13±0,38	3,84±0,42	-
180	7,66±0,95	7,27±0,45	-
		Второй опыт	
1	2,34±0,53	0,58±0,06	2,13±0,27
2	2,28±0,14	0,57±0,01	2,38±0,24
10	2,44±0,18	0,79±0,10	2,36±0,10
20	3,20±0,13	0,81±0,06	2,62±0,25
32	3,40±0,25	2,15±0,18	0,07±0,01
49	2,90±0,19	1,96±0,20	-
180	5,55±0,50	3,41±0,27	-

торов внешней среды, которые оказывают влияние на пищеварение через гормональную систему (Furihata et al., 1972; Snook, 1974; Kretchmer, 1985; Никитина и др., 1990; Уголев и др., 1992). При клеточном разведении звери подвергаются воздействию промышленных стрессов, что вызывает повышение уровня кортикостероидов (Берестов и др., 1980). Вероятно, на начальных этапах постнатального онтогенеза, когда реактивность пищеварительной системы зверей к влиянию кортикостероидов высока (Elnif, Sangild, 1994), стресс-факторы могли привести к различию в сроках созревания ферментативной функции желудочно-кишечного тракта у норок и песцов. Возможно, стрессовые воздействия вызвали и различия в уровне активности ферментов у одновозрастных норчат, исследованных в разные годы.

Одной из задач подробного исследования щенков норок было изучение изменения ферментной топографии кишки в процессе постнатального развития. Тонкую кишку вместе с двенадцатиперстной делили на три равные части и в каждой определяли ферментативную активность. В самые первые дни жизни проксимально-дистальный градиент ферментативной активности в слизистой кишки претерпевал заметные изменения. Значительные его перестройки наблюдались и во время перехода на дефинитивный корм. Во время молочного питания, начиная с 3-дневного возраста, распределение активности ферментов между проксимальным, медиальным и дистальным отделами кишки у щенков было довольно равномерным, таким же как у взрослых особей.

Поскольку взрослые звери адаптированы к дефинитивному корму, то наличие сходной ферментной топографии у 3-дневных щенков позволяет предположить, что адаптация к молочному питанию у норчат происходит уже на третий день жизни. Затем, при переходе на дефинитивное питание в течение довольно длительного периода ферментная топография слизистой тонкой кишки видоизменяется, и окончательная картина распределения активности ферментов вдоль кишки, характерная для взрослых зверей, устанавливается, вероятно, после 75-го дня жизни.

Основные закономерности постнатального становления ферментного спектра пищеварительного тракта у норок и песцов в целом совпадали, однако темпы этих изменений были до некоторой степени различны, хотя сроки индивидуального развития у тех и других мало отличаются (Трубецкой, 1967; Абрамов, 1974). Эти различия не могли быть связаны с составом корма, поскольку композиция диеты начинает играть заметную роль в изменении активности ферментов только со времени перехода на смешанное питание (Helander, 1969; Robberecht et al., 1971; Corring et al., 1978; Уголев и др. 1992). Объяснение разновременному созреванию пищеварительной функции у норок и песцов, вероятно, следует искать в воздействии каких-то фак-

Влияние диеты на активность пищеварительных ферментов.

Задачей настоящего цикла экспериментов было выявление ферментных перестроек, возникающих при смене диеты у хищных млекопитающих. Для этого проведены опыты на норках и песцах, которым скармливали пищу с различным уровнем белка, жира и углеводов. Изучалось также влияние структуры пищи (сухой гранулированный корм) и голодания.

Для сравнения вначале был проведен опыт по содержанию крыс в течение 10 дней на мясо-рыбном пастообразном рационе с повышенным на 20% уровнем белка, который используется при выращивании зверей. У крыс опытной группы наблюдалось достоверное увеличение активности пепсина в слизистой желудка и ОПА в поджелудочной железе и снижение активности амилазы в поджелудочной железе и слизистой тонкой кишки.

При содержании норок и песцов в течение недели на диете с повышенным на 15% уровнем углеводов не обнаружено существенного изменения активности пепсина в слизистой желудка. Не отмечено достоверного влияния этой диеты и на активность ферментов в поджелудочной железе песцов. В поджелудочной железе норок отмечено снижение активности амилазы на 20% ($P < 0,05$). В слизистой тонкой кишки зверей из опытной группы активность ферментов повысилась. При этом активность амилазы увеличилась в большей степени, чем ОПА, в особенности у песцов, у которых различия между опытом и контролем по уровню амилазы были достоверны ($P < 0,05$). Достоверных различий между опытом и контролем по ОПА в кишке не наблюдалось.

При содержании норок в течение 10 дней на диетах с повышенным на 20% уровнем углеводов или жира в желудке и поджелудочной железе не было достоверных различий между животными из опытных и контрольной групп. Прослеживалась тенденция к некоторому повышению активности всех исследованных ферментов (пепсин, трипсин, ОПА, амилаза, липаза) в обеих опытных группах. Различия между опытными группами очень невелики - 1-8%. В слизистой тонкой кишки изменения

ферментного спектра были гораздо значительнее, причем в отношении ОПА, амилазы и моноглицеридлипазы имела место противоположная, нежели в поджелудочной железе тенденция т.е. у опытных животных активность этих ферментов была существенно ниже, чем у контрольных. Однако, и здесь не наблюдалось достоверных различий между активностью ферментов у норок из двух опытных групп.

В заключительном опыте одна группа норок в течение 3-х месяцев получала корм с повышенным на 10% уровнем углеводов, вторая группа в течение 10 дней получала корм с повышенным на 30% уровнем белка, третья группа в течение недели голодала. Активность ферментов определяли в поджелудочной железе и в слизистой пяти равных отрезков кишки. В поджелудочной железе не было достоверных различий по активности амилазы, ОПА и трипсина, как между контрольными животными и остальными, так и между животными из разных опытных групп. Только активность липазы на высокоуглеводной диете была выше, чем в контроле на 51% ($P < 0,1$). На высокобелковой диете активность липазы немного снизилась, так что между двумя опытными группами различия оказались достоверными ($P < 0,05$). Не выявлено значительных изменений ферментативной активности под влиянием диеты в слизистой кишки. Лишь активность амилазы на высокобелковой диете, была выше, чем в контроле ($P < 0,05$).

Суммируя результаты всех опытов по кормлению хищников диетой с разным уровнем белка, жира и углеводов, можно констатировать, что у зверей не выявляется определенной закономерности в изменении активности пищеварительных ферментов в зависимости от соотношения вышеуказанных компонентов диеты. Это можно проследить на примере амилазной и протеолитической активности у норок. Изменение уровня этих активностей под влиянием высокоуглеводной диеты у норок изучалось в трех независимых опытах в разные годы. На рисунке 4 отчетливо видно, что в разных опытах активность ферментов менялась разнонаправленно.

Высокобелковая и высокоуглеводная диеты оказали про-

тивоположное влияние на проксимо-дистальное распределение в слизистой кишки активности амилазы и глицил-лейцилдипептидазы (рис. 5). При первой диете наблюдался сдвиг максимума ферментативной активности в проксимальном, а при второй - в дистальном направлении. На высокоуглеводной диете также произо-

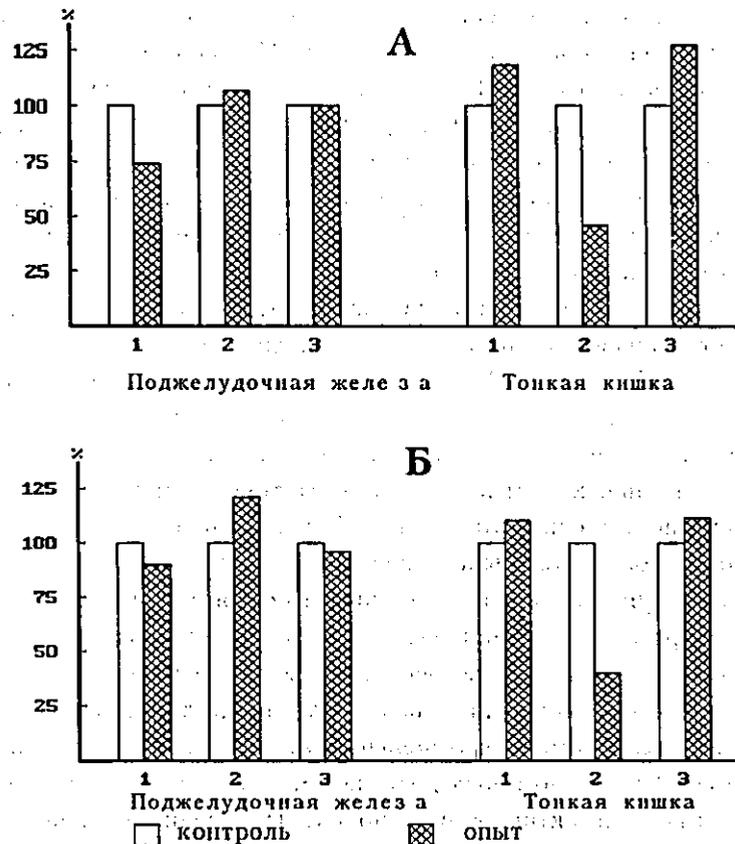


Рис. 4. Влияние высокоуглеводной диеты на активность амилазы (А) и ОПА (Б) у норок (в % от контроля). 1, 2, 3 - разные опыты

шел сдвиг максимума ОПА в дистальном направлении. Топография моноглицеридлипазы и трипсина под влиянием диеты модифицировалась в меньшей степени.

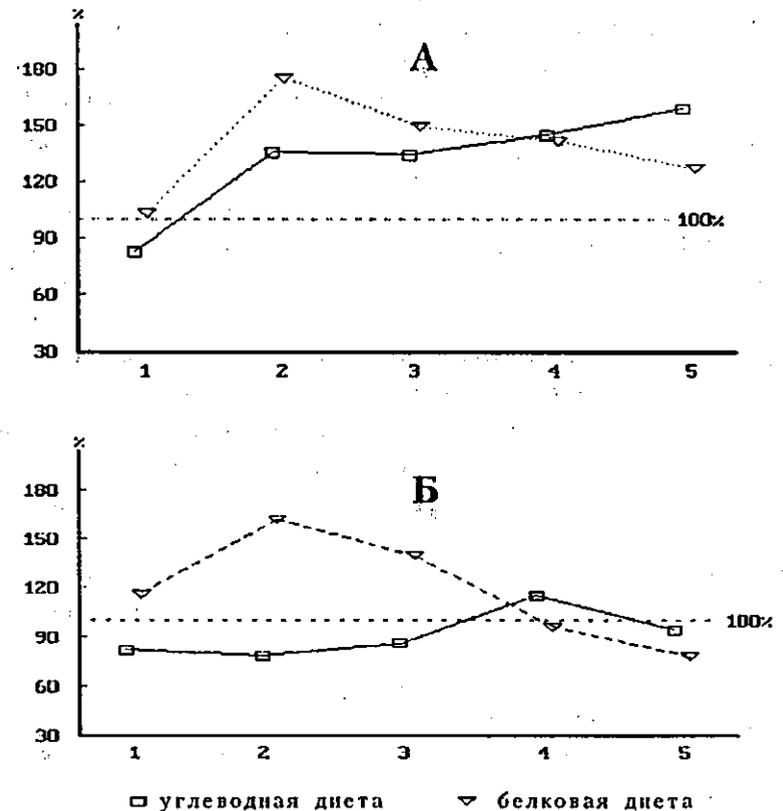


Рис. 5. Влияние диеты на топографию активности амилазы (А) и липептидазы (Б) в слизистой кишки норок. По оси ординат - активность в % от контроля, по оси абсцисс - отрезки кишки.

При длительном (недельном) голодании в поджелудочной железе активность амилазы снизилась на 42%, ($P < 0,05$). Активность липазы имела тенденцию к повышению, а активность

трипсина и ОПА не изменилась. Не отмечено также существенных изменений в среднем уровне активности ферментов в слизистой тонкой кишки. Однако, голодание вызвало изменения ферментной топографии кишки, сходные с влиянием высокоуглеводной диеты.

При содержании норок на сухих гранулированных кормах разной рецептуры, состав которых по соотношению белка, жира и углеводов соответствовал стандартной диете, не выявлено определенным образом направленных изменений активности ферментов (табл. 7). Удлинение срока кормления с 2-х до 4-х месяцев вызвало увеличение различий между опытными и контрольной группами. Вероятно, для адаптации пищеварительной системы хищникам, в отличие от всеядных, требуется достаточно длительное время. О длительном сроке перестройки активности пищеварительных ферментов при смене диеты у норок имеются сведения в литературе (Simoes-Nunes et al., 1984).

Таким образом, у норок и песцов, представителей хищных пушных зверей, не удалось обнаружить адаптивной реакции пищеварительных ферментов к изменению диеты, подобной той, что имеет место у всеядных млекопитающих (Snook, 1974; McCarthy et al., 1980; Уголев и др., 1981; Goda et al., 1985 и др.).

Отсутствие отчетливых адаптивных перестроек в активности пищеварительных ферментов у хищников, в ответ на изменение диеты, обнаруженное в наших опытах, согласуется с литературными сведениями (Flamand, Belzile, 1988).

Резюмируя вышесказанное, к особенностям хищников можно отнести отсутствие адаптивной реакции ферментного спектра пищеварительного тракта в ответ на изменение диеты, которая характерна для всеядных животных. У хищников под влиянием диеты происходят изменения ферментной топографии тонкой кишки, которые можно признать адаптивными. При увеличении в диете белка активность ферментов сдвигается в проксимальном направлении. При повышении в диете уровня углеводов в дистальных частях кишки возрастает карбогидразная активность. Эти изменения пространственного градиента активности обеспечивают более эффективный гидролиз нутриентов.

Таблица 7
Влияние сухого гранулированного корма на активность пищеварительных ферментов у норок

Фермент	Срок кормления			
	2 месяца		4 месяца	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Первый опыт				
Желудок				
Пепсин	56,78±3,82	49,78±2,63	48,02±2,63	51,42±3,52
Поджелудочная железа				
ОПА	59,60±3,85	60,40±3,70	21,06±1,43	24,93±2,29
Амилаза	720,7±8,90	690,1±24,7	1903,6±159,6	2011,4±204,1
Тощая кишка				
ОПА	1,22±0,40	1,46±0,20	2,56±0,21	2,16±0,11
Амилаза	9,99±2,38	9,69±2,12	7,70±0,96	4,01±0,59 ¹
Подвздошная кишка				
ОПА	1,48±0,41	2,52±0,29	3,24±0,34	2,22±0,25 ¹
Амилаза	6,08±0,96	6,58±0,85	8,44±0,91	4,57±0,47 ¹
Второй опыт				
Желудок				
Пепсин	46,91±6,03	53,38±8,70	59,58±10,14	90,56±7,95 ¹
Поджелудочная железа				
ОПА	69,86±1,87	76,32±2,87	84,88±2,02	85,75±2,72
Амилаза	1678,7±155,5	1916,2±182,1	3089,7±118,7	2633,4±157,5 ¹
Тощая кишка				
ОПА	0,96±0,15	0,57±0,11	0,61±0,05	0,56±0,08
Амилаза	1,26±0,22	2,22±0,22 ¹	5,59±0,78	5,84±0,83
Подвздошная кишка				
ОПА	2,30±0,17	2,03±0,17	0,42±0,08	0,39±0,06
Амилаза	3,30±0,40	3,50±0,52	4,97±0,52	3,92±0,62

¹ - различия между опытом и контролем достоверны (P<0,05)

ВЫВОДЫ

1. Активность ферментов в пищеварительном тракте существенно отличается у хищников с разной экологической специализацией в питании. Хищные плотоядные млекопитающие (норка, хорек, песец, лисица) по сравнению со всеядными (крыса) и растительноядными (кролик) животными обладают мощной протеолитической ферментной цепью, умеренной - липолитической и слабой - карбогидразной. В слизистой желудка плотоядных присутствует высокая активность пепсина, в поджелудочной железе - высокая активность протеаз, низкая активность α -амилазы и липазы, в слизистой кишки - низкая активность моноглицеридлипазы и α -амилазы, умеренная активность глицил-лейцилдипептидазы, сахаразы и протеаз.

2. Межвидовые отличия в активности ферментов у норок, хорьков, песцов и лисиц не выходят за рамки внутривидовой вариабельности уровня этих показателей - различия между норками стандартного и пастелевого окраса не ниже, чем между разными видами плотоядных зверей. Енотовидная собака, хотя тоже относится к хищным млекопитающим, по величине активности пищеварительных ферментов стоит ближе к всеядным, чем к плотоядным животным: в поджелудочной железе у нее имеет место высокий уровень амилазы, липазы и протеаз, в тонкой кишке - высокая активность амилазы и низкая - протеаз.

3. Между разными отделами пищеварительной системы у типичного хищника - норки выявлена тесная функциональная взаимосвязь. Имеет место, как положительная, так и отрицательная корреляция между активностью ферментов в желудке, поджелудочной железе и тонкой кишке. Наиболее четкая положительная корреляция обнаружена между активностью пепсина в желудке и общей протеолитической активностью в поджелудочной железе.

4. Плотоядные животные отличаются от всеядных по уровню активности пищеварительных ферментов в сыворотке крови. Мак-

симальная активность трипсина и липазы и минимальная - амилазы присутствует в крови у норок. Крысы имеют максимальную активность амилазы, и среднюю - трипсина. Для песцов характерен низкий уровень трипсина и средний амилазы. Видовая адаптация к типу питания проявляется также в разной интенсивности гидролиза субстратов растительного и животного происхождения: величина соотношения фито- и зоолитической активности α -амилазы в поджелудочной железе и сыворотке крови у норок и песцов существенно ниже, чем у крыс.

5. У хищников, особенно представителей семейства куньих, максимум активности амилазы, протеаз, сахаразы и глицил-лейцилдипептидазы имеет место в средне-дистальных частях тонкой кишки, тогда как у крыс максимум ферментативной активности наблюдается в проксимо-медальных ее отделах. Топография моноглицеридлипазы одинакова у всех исследованных животных - максимум активности в передне-средних отделах кишки и равномерное ее снижение в дистальном направлении.

6. В процессе постнатального онтогенеза у хищных млекопитающих увеличивается активность пищеварительных ферментов в желудке и поджелудочной железе. В слизистой тонкой кишки с возрастом увеличивается активность амилазы, сахаразы, моноглицеридлипазы и протеаз, активность лактазы исчезает с окончанием молочного периода, а активность глицил-лейцилдипептидазы в постнатальном онтогенезе практически не изменяется. Постнатальная динамика активности ферментов панкреатического происхождения в слизистой тонкой кишки в раннем онтогенезе совпадает с таковой в поджелудочной железе, а в дальнейшем, при переходе к смешанному питанию, увеличение ферментативной активности в тонкой кишке происходит в более раннем возрасте.

7. Увеличение активности протеолитических ферментов в постнатальном онтогенезе у плотоядных млекопитающих происходит раньше, чем карбогидраз. Опережающее развитие протеолитической ферментной цепи отражает генетически детерминированную адаптацию пищеварительной системы хищников к высокобелковой диете животного происхождения.

8. Во время постнатального развития в тонкой кишке норок изменяется проксимо-дистальный градиент активности пищеварительных ферментов. Особенно резкие его перестройки происходят в первые дни жизни и при переходе на дефинитивную диету. Во время молочного питания наблюдается равномерное распределение активностей вдоль кишки, такое же, как у взрослых особей.

9. Перестройка ферментного спектра пищеварительного тракта при смене диеты у хищных млекопитающих требует длительного времени. Изменения активности ферментов в поджелудочной железе и тонкой кишке под влиянием диеты могут быть как однонаправленными, так и разнонаправленными. В большей степени модифицируется активность ферментов в подвздошной кишке, нежели в тощей. В отличие от всеядных животных у плотоядных не происходит закономерного изменения активности пищеварительных гидролаз в соответствии с качественным составом диеты.

10. При изменении диеты у норок изменяется и ферментная топография кишки. Повышение в пище уровня углеводов, которые плохо усваиваются хищниками, вызывает сдвиг ферментативной активности в дистальном направлении, что обеспечивает более эффективный гидролиз нутриентов. Сдвиг максимума ферментативной активности в дистальном направлении происходит и при голодании. Увеличение в диете белка вызывает смещение максимума ферментативной активности в проксимальном направлении.

Список использованных сокращений:

ОПА - общая протеолитическая активность

Основные работы, опубликованные по теме диссертации

1. Олейник В.М. К вопросу о переваривании белков в желудочно-кишечном тракте пушных зверей // Физиологическое состояние пушных зверей и пути его регуляции. Петрозаводск, 1982. С. 117-126.

2. Berestov V.A., Oleinik V.M. Digestive enzyme activity

in minks and polar foxes. 1. Specific characteristics of enzyme activity // Scientifur. 1984. Vol. 8. N 1. P. 10-15.

3. Олейник В.М. Активность пищеварительных ферментов у животных с различным характером питания // Механизмы адаптационных реакций пушных зверей. Петрозаводск, 1984. С. 5-20.

4. Цветкова В.А., Олейник В.М., Берестов В.А., Уголев А.М. Характеристика ферментов пищеварительно-транспортной поверхности тонкой кишки норок // Механизмы адаптационных реакций пушных зверей. Петрозаводск, 1984. С. 40-47.

5. Berestov V.A., Oleinik V.M. Wyniki badan nad trawieniem u miesozernych zwierzat futerkowych // Hodowca drobnego inwentarza. 1986. Vol. 34. N 7. P. 4-6.

6. Николаевская В.Р., Черников М.П., Олейник В.М. Становление активности протеиназ у норок в постнатальном онтогенезе // Ветеринария. 1986. N 10. С. 56-57.

7. Олейник В.М., Берестов В.А. Особенности пищеварения у хищных пушных зверей // Очерки по физиологии пушных зверей. Л.: Наука, 1987. С. 115-135.

8. Олейник В.М. Методические подходы к прижизненной диагностике состояния пищеварительной системы у пушных зверей // Методические подходы к изучению физиологии пушных зверей. Петрозаводск, 1987. С. 9-16.

9. Берестов В.А., Олейник В.М. Активность пищеварительных ферментов и структура рациона // Кролиководство и звероводство. 1987, N 6. С. 6.

10. Берестов В.А., Олейник В.М., Куликов Н.Е. Активность пищеварительных ферментов у норок под влиянием сухого гранулированного корма // Докл. ВАСХНИЛ. 1988. N 9. С. 41-42.

11. Berestov V.A., Oleinik V.M. Besonderheiten des Enzymusters des Verdauungskanaals bei kaubpelztieren // Brühl. 1988. Vol. 29. N 2. P. 5-6.

12. Олейник В.М., Свечкина Е.Б. Влияние диеты на статус пищеварительных ферментов у норок // Метаболическая регуляция физиологического состояния пушных зверей. Петрозаводск, 1992. С. 85-102.

13 Oleinik V.M., Svetchkina E.B. Change of the enzyme spectrum of the digestive tract in mink during postnatal ontogeny // *Scientifur*. 1992. Vol. 16. N 4. P. 289-292.

14. Олейник В.М. Топография ферментов тонкой кишки у песцов и норок // *Физиол. ж. им. И.М. Сеченова*. 1993. Т. 79. N 6. С. 109-114.

15. Oleinik V.M., Svetchkina E.B. Some regularities in enzyme spectrum formation in the digestive tract of mink // *Scientifur*. 1993. Vol. 17. N 4. P. 303-305.

16. Barabasz B., Olejnik W.M. Badanie aktywnosci proteolotycznej enzymow trawiennych blony sluzowej przewodu pokarmowego tchorzy // *Acta Agraria et Silvestria. Ser. Zootechnica*, 1993. Vol. 31. P. 11-18.

17. Oleinik V.M. Distribution of digestive enzymes along small intestine in blue fox, mink and ferret // *Animal Production Review of Poland*. App. 15. 1994. P. 45-50.

18. Oleinik V.M., Tyutyunnik N.N. Effect of fat and carbohydrate diet on digestive enzyme activity in mink blood and organs // *Scientifur*. 1994. Vol. 18. N 4. P. 277-280.

19 Олейник В.М., Свечкина Е.Б. Изменение ферментного спектра пищеварительного тракта у растущих норок // *Проблемы экологической физиологии пушных зверей*. Петрозаводск, 1994. С. 81-99.

20. Barabasz B., Olejnik V.M. Investigation of enzyme proteolytic activity in the fitch digestive tract // *Scientifur*. 1995. Vol. 19. N 3. P. 215-219.

21. Oleinik V.M. Distribution of digestive enzyme activities along intestine in blue fox, mink, ferret and rat // *Comp. Biochem. Physiol.* 1995. Vol. 112A, N 1. P. 55-58.

22. Олейник В.М., Свечкина Е.Б. Ферментный спектр пищеварительного тракта у норок // *Кролиководство и звероводство*. 1995. N 5. С. 7-8.

23. Oleinik V.M. Digestive enzyme pattern in various fur-bearing animals // *Animal Production Review of Poland*. App. 28. 1996. P. 73-76.